第 38 卷第 6 期 生 态 学 报 Vol.38,No.6
2018 年 3 月 ACTA ECOLOGICA SINICA Mar.,2018

DOI: 10.5846/stxb201702240306
李瑞姣,陈献志,岳春雷,李贺鹏,王珺,郭亮,杨乐.干旱胁迫对日本荚蒾幼苗光合生理特性的影响.生态学报,2018,38(6):2041-2047.
Li R J, Chen X Z, Yue C L, Li H P, Wang J, Guo L, Yang L.Effects of drought stress on the photosynthetic characteristics of *Viburnum japonicum* seedlings.Acta Ecologica Sinica,2018,38(6):2041-2047.

干旱胁迫对日本荚蒾幼苗光合生理特性的影响

李瑞姣[1],陈献志[2],岳春雷[3],李贺鹏[3,*],王 珺[3],郭 亮[4],杨 乐[3]
1 浙江农林大学林业与生物技术学院,临安 311300
2 浙江省临海市林业技术推广总站,临海 317000
3 浙江省林业科学研究院,杭州 310000
4 浙江省台州市椒江区农林局,台州 318000

摘要:为了探讨极小种群野生植物日本荚蒾(*Viburnum japonicum*)对干旱胁迫的响应,以日本荚蒾二年实生苗为材料进行盆栽控水实验,设置正常供水(CK)、轻度干旱(LS)、中度干旱(MS)和重度干旱(SS)4 个水分处理,研究持续干旱处理对日本荚蒾幼苗光合生理特性的影响。结果表明:在 CK、LS、MS 水分梯度下,日本荚蒾幼苗生长正常,但在 SS 胁迫下受影响明显,植株全部死亡。各胁迫阶段叶片净光合速率(P_n)、SPAD 值、最大净光合速率(P_{nmax})、表观量子效率(AQY)、暗呼吸速率(R_d)表现出随水分梯度的降低而减小,光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)则相反,各水分梯度下 AQY 随时间延长逐渐上升,SS 处理幼苗在胁迫 45d 及以后 P_n 均为负值。最大光化学效率(F_v/F_m)在胁迫过程中变化范围较小;实际光量子效率(Φ_{PSII})、电子传递速率(ETR)、光化学猝灭系数(qP)随土壤水分的减少而降低,非光化学猝灭系数(NPQ)逐渐上升,LS、MS 与 CK 间变化幅度较小,但 SS 与 CK 间差距逐渐增大。结果表明在轻度和中度干旱下日本荚蒾幼苗表现出一定的适应性和耐干旱能力,而长期重度干旱则对幼苗影响较为严重。

关键词:日本荚蒾;干旱胁迫;光合参数;叶绿素荧光参数;生理特性

Effects of drought stress on the photosynthetic characteristics of *Viburnum japonicum* seedlings

LI Ruijiao[1], CHEN Xianzhi[2], YUE Chunlei[3], LI Hepeng[3,*], WANG Jun[3], GUO Liang[4], YANG Le[3]
1 *School of Forestry and Bio-technology*, *Zhejiang Agricultural & Forestry University*, *Lin'an* 311300, *China*
2 *Linhai Forestry Technology Extension Station of Zhejiang*, *Linhai* 317000, *China*
3 *Zhejiang Forestry Academy*, *Hangzhou* 310000, *China*
4 *Taizhou Jiaojiang Agroforestry Bureau of Zhejiang*, *Taizhou* 318000, *China*

Abstract: *Viburnum japonicum* is an evergreen plant species, only found in the islands of Taizhou and Zhoushan, Zhejiang Province in China. This species was listed in the *Directory* of *Plant Species with Extremely Small Populations in Zhejiang Province*, because the wild individuals were extremely rare. To study its resistance mechanism and adaptation to drought, reveal the cause endangering the species, 2-year-old seedlings of *V. japonicum* were potted and grown under four soil water conditions: normal water supply (CK, 80% of the field moisture capacity), mild water stress (LS, 60% of the field moisture capacity), moderate water stress (MS, 40% of the field moisture capacity), and severe water stress (SS, 20% of the field moisture capacity). Determinations were implemented on photosynthetic characteristics in the 15, 30, 45, 60, and 75d of treated seedlings. The result demonstrated that *V. japonicum* seedlings could grow normally under CK, LS, and MS,

基金项目:浙江省省院合作项目(2015SY01);浙江省院所专项项目(2016F30011)
收稿日期:2017-02-24; **网络出版日期:**2017-12-19
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: 8656141@qq.com

but they died at 75 d under SS. The net photosynthetic rate (P_n), SPAD value, maximum net photosynthetic rate (P_{nmax}), apparent quantum yield (AQY), and dark respiration rate (R_d) of different treated seedling leaves decreased with the decrease of soil water content, while the light saturation point (LSP) and light compensation point (LCP) increased. The AQY increased gradually over time under all moisture gradients, and P_n was below 0μmol m^{-2} s^{-1} from 45d under SS. The changes in the maximum quantum yield of photosystem II (PSII) (F_v/F_m) was small during any stress; the actual photochemical efficiency of PSII (Φ_{PSII}), electron transport rate (ETR) and photochemical quenching coefficient (qP) of seedlings decreased with increasing water stress, but the non-photochemical quenching coefficient (NPQ) showed the opposite trend. The differences in the chlorophyll fluorescence parameters changed slightly among LS, MS, and CK, while the gaps between SS and CK increased. The experiment resulted that *V. japonicum* seedlings under LS and MS showed some degree of adaptability and resistance to drought, but be seriously influenced under SS with long duration.

Key Words: *Viburnum japonicum*; drought stress; photosynthetic parameters; chlorophyll fluorescence parameters; physiological characteristics

大多数濒危植物在生理生态学方面存在生存力、适应力较差的共性[1]。干旱是影响植物生存、生长和分布最重要的环境胁迫因素之一。光合作用是植物最基本的生命活动,是干旱影响植物生长和代谢的第一环节[2]。研究濒危植物干旱条件下的光合特性不仅有利于合理评估植物的最优栖息地条件,而且对于揭示其濒危机制、实施迁地保护和引种栽培等都有重要作用[3]。

日本荚蒾(*Viburnum japonicum*)为忍冬科(Caprifoliaceae)荚蒾属(*Viburnum*)常绿灌木,仅分布在环太平洋西部海岛上,在日本[4-5]、韩国[6],以及中国浙江省台州、临海、舟山[7-8]等地有分布记录。中国野生日本荚蒾数量十分稀少,主要生长在海岛山坡林下、灌草丛及乱石堆中,生长环境土壤贫瘠,含水量低,该种已被列入浙江省重点保护野生植物名录(第一批),是浙江省极小种群拯救保护物种之一。目前,有关日本荚蒾的研究主要集中在从植物叶片提取生物活性化合物[4,9]等方面,但对其生理生态特性的研究尚未见报道,有必要从干旱胁迫方面对日本荚蒾濒危原因进行研究。本文采用盆栽控水模拟不同程度的土壤水分状况,研究持续干旱胁迫对日本荚蒾幼苗光合生理指标的影响,分析植物在干旱胁迫下的内在光合机理,探讨致濒原因及其对干旱的适应能力和适应对策,为进行迁地保护及培育提供技术理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料

选用生长健壮、无病虫害、长势基本一致的 2 年生日本荚蒾实生幼苗(幼苗由临海市林业技术推广总站提供)作为供试材料,平均苗高(48.3±1.5)cm。试验采用盆栽法,盆钵规格为 21cm×16cm×21cm(上径×下径×高),每盆 1 株,每盆土重 5kg,栽培基质为苗圃熟土,有机质含量为 38.26g/kg,速氮 0.16g/kg,速磷 0.06g/kg,速钾 0.14g/kg,实验前用环刀法测得栽培基质的最大田间持水量为 31.9%。

1.2 试验设计

2016 年 6 月将盆栽苗移入浙江省林业科学研究院苗圃大棚内缓苗,期间正常供水。试验设置 4 个不同的土壤水分水平:正常供水(Normal water supply,CK)、轻度干旱(Mild water stress,LS)、中度干旱(Moderate water stress,MS)、重度干旱(Severe water stress,SS),其土壤含水量分别为田间最大持水量的 80%、60%、40%、20%,即土壤含水量分别为:25.52%,19.14%,12.76%,6.38%。每个处理设置 6 个重复。2016 年 7 月下旬进行干旱胁迫实验,每天傍晚采用感量为千分之一的电子天平称重补水,使各处理的土壤含水量维持在设定的水平。于胁迫处理的第 15、30、45、60、75 天进行指标的测定。

1.3 测定指标与方法

1.3.1 光合作用-光响应测定

采用 Li-6400 便携式光合作用测定仪(Li-COR,Lincoln,USA),于 8:30—11:30,取枝条上部成熟叶片,通

过红蓝光源(Li-6400-02B)由高到低设定光合有效辐射(PAR,μmol m^{-2} s^{-1})分别为 2000、1500、1200、1000、800、600、400、300、200、100、50、20、0μmol m^{-2} s^{-1},在此光强梯度下连续测定不同处理植株的净光合速率(P_n,μmol m^{-2} s^{-1}),气体流速控制在 0.5L/min,叶温控制在 26—35℃,相对湿度 60%左右,每株选一片叶子每天测一个重复,每个处理选 3 株,连续测 3d 取平均值。绘制净光合速率对光合有效辐射的光响应曲线,并依据直角双曲线修正模型(式 1)进行模拟计算各光合生理参数[10]。

$$P_n = \alpha \frac{1 - \beta \cdot PAR}{1 + \gamma \cdot PAR} PAR - R_d \tag{1}$$

式中,P_n为净光合速率,PAR 为光合有效辐射,α 为光响应曲线的初始斜率,β 和 γ 为系数,R_d为暗呼吸速率。

1.3.2　叶绿素荧光参数测定

采用 Li-6400 荧光叶室(Li-6400-40 Default Flurometer),于 8:30—11:30 进行叶绿素荧光参数的测定。选取的叶片与光合作用—光响应测量相同。首先采用配套的暗适应叶夹对各个处理叶片进行 30min 的遮光处理,立即测定其初始荧光(F_o)、最大荧光(F_m)、最大光化学效率(F_v/F_m);然后打开光源(强度为 500μmol m^{-2} s^{-1})对植物进行光照活化 20—30min,待仪器稳定后测定光适应下的光化学猝灭系数(qP)、非光化学猝灭系数(NPQ)、实际光量子效率(Φ_{PSII})、电子传递速率(ETR)。

1.3.3　叶片 SPAD 值的测定

采用便携式叶绿素含量测定仪(SPAD-502 Plus,Japan)分别测定各处理日本荚蒾幼苗叶片 SPAD 值[11]。

1.4　数据分析

采用 SPSS 18.0 软件对数据进行单因素方差(one-way ANOVA)分析,并用最小显著法(Duncan′s)进行多重比较。用 Origin 8.5 软件绘图。

2　结果与分析

2.1　干旱胁迫对日本荚蒾幼苗生长的影响

干旱胁迫期间,CK 处理幼苗长势良好,顶芽萌发生长旺盛;LS、MS 处理幼苗生长正常;SS 处理在胁迫 10d 开始叶片下垂萎蔫,胁迫 30d 叶缘翻卷,45d 时下部叶片枯死,60d 时上部叶片出现褐斑,75d 时幼苗全部枯死。说明日本荚蒾幼苗在重度干旱环境下不能长期存活。

2.2　干旱胁迫对日本荚蒾幼苗叶片 SPAD 值的影响

由图 1 可以看出各胁迫阶段日本荚蒾叶片 SPAD 值均表现出随土壤水分的减小而下降。在胁迫前期和中期,LS、MS 处理下叶片 SPAD 值与 CK 相比显著降低,但随着胁迫时间的延长,后期虽略低于 CK 但差异不明显。SS 处理下叶片的 SPAD 值与 CK 相比均显著下降。

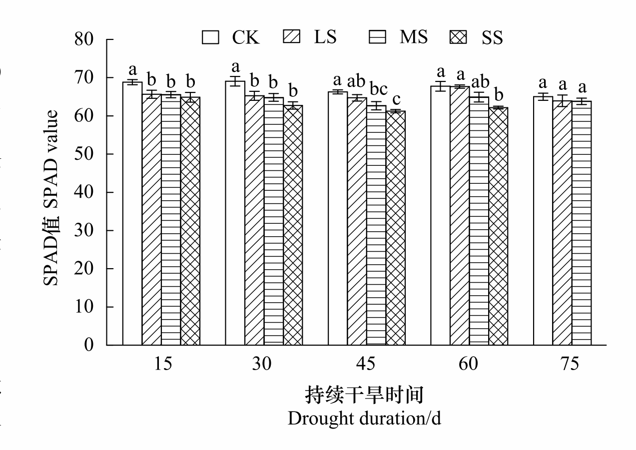


图 1　不同水分处理下日本荚蒾叶片 SPAD 值的变化

Fig.1　SPAD value of *Viburnum japonicum* under different soil water treatments

CK:正常供水,Normal water supply;LS:轻度干旱,Mild water stress;MS:中度干旱,Moderate water stress;SS:重度干旱,Severe water stress;不同小写字母表示差异显著(P<0.05)

2.3　干旱胁迫对日本荚蒾幼苗叶片光响应曲线的影响

由图 2 可知,在不同胁迫阶段,日本荚蒾叶片净光合速率(P_n)均表现为 CK>LS>MS>SS,尤其是随着光合有效辐射(PAR)的增大愈加明显,胁迫 45d 时 CK、LS、MS 处理 P_n较其他阶段有所降低。在胁迫初期,3 种干旱条件下的 P_n与 CK 相比均有较大的降幅,SS 的 P_n与 MS 相似,但随着胁迫时间的延长,LS、MS 与 CK 之间的差距减小,SS 处理叶片 P_n下降明显,从胁迫 45d 开始 P_n值均为负。

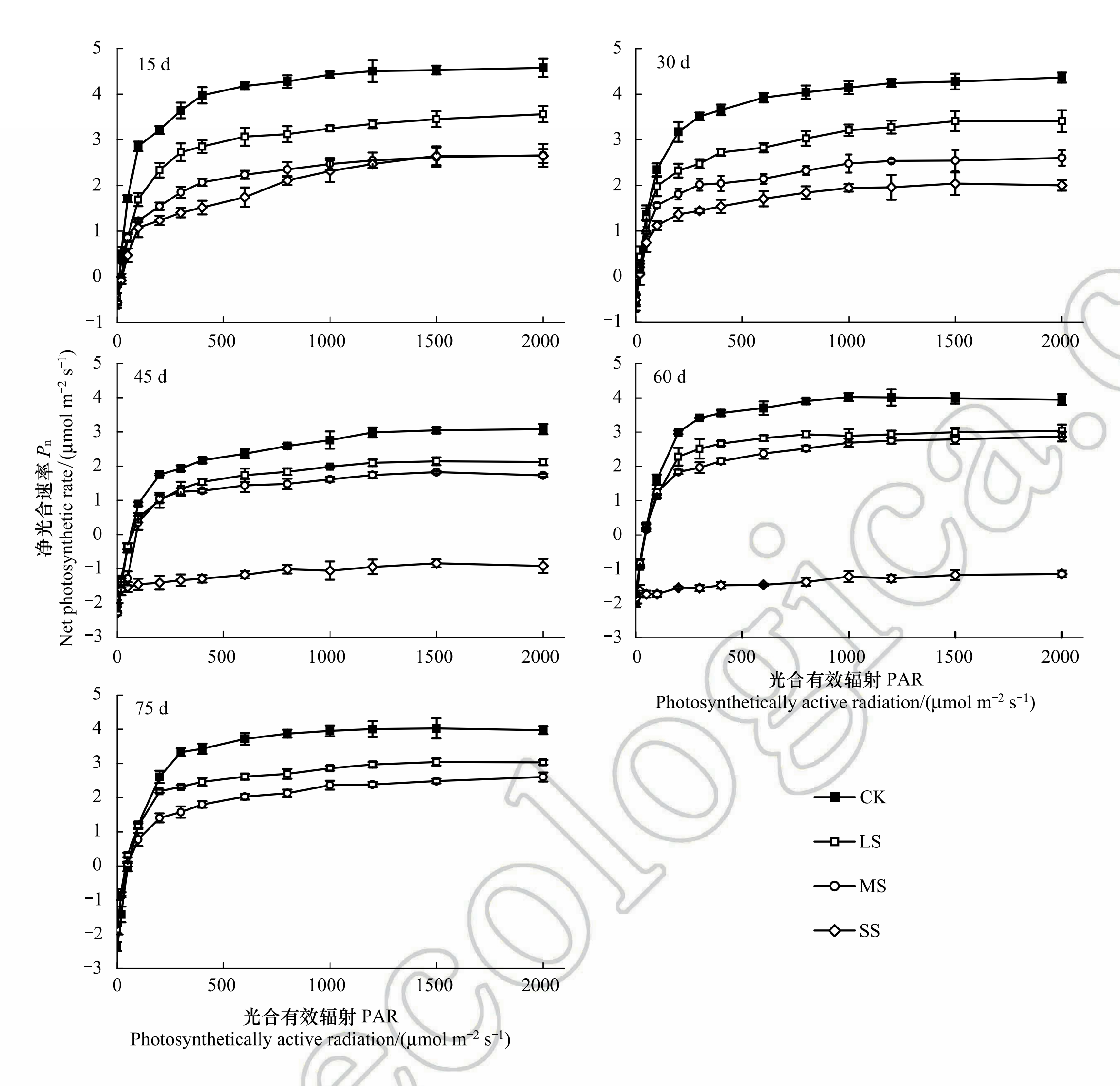


图 2 不同水分处理下日本荚蒾的光合速率光响应曲线

Fig. 2 The photosynthesis light-response curves of net photosynthetic rate (P_n) for *Viburnum japonicum* under different soil water treatments

2.4 干旱胁迫对日本荚蒾幼苗叶片光响应特征参数的影响

由表 1 可知,日本荚蒾叶片的最大净光合速率(P_{nmax})随着胁迫强度的增加逐渐下降,SS 处理下比 CK 分别降低了 55.70%、46.99%。暗呼吸速率(R_d)除在 15d 时 LS 显著高于 CK,MS、SS 与 CK 无差异外,其他干旱时间都显著低于 CK;SS 比 CK 分别降低了 16.73%、49.50%。表观量子效率(AQY)随胁迫强度的增加逐渐降低,正常供水、轻中度干旱处理随时间延长逐渐上升。除 SS 处理在胁迫 30d 光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)比 MS 有所降低、MS 处理在胁迫 45d LSP 比 LS 降低但差异不显著外,其他处理下 LSP、LCP 随土壤含水量的减小逐渐增加。胁迫 45d 时叶片 R_d、LCP 有大幅上升。

2.5 干旱胁迫对日本荚蒾叶绿素荧光参数的影响

由图 3 可知,LS 和 MS 处理下日本荚蒾幼苗叶片的 PSII 最大光化学效率(F_v/F_m)随土壤含水量的减少逐渐降低,且在胁迫 15d、75d 与 CK 无显著差异,SS 处理除胁迫 30d 高于 MS 但差异不显著外,其他时期均为最低。叶片 PSII 实际光量子效率(Φ_{PSII})随处理时间的延长先升高后降低,各处理时期随胁迫加重逐渐降低,SS 比 CK 分别降低了 26.05%、39.50%、51.38%、75.14%,且差异均显著,而 LS、MS 降低幅度较小。光化学猝灭系数(qP)变化趋势与 Φ_{PSII} 相似,SS 比 CK 分别降低了 25.19%、28.43%、44.41%、65.56%。LS、MS 处理下电子传

递速率(ETR)与 CK 间降幅较小,在胁迫 30d 值最大,呈先增加后降低趋势,SS 则一直降低,与 CK 间降幅逐渐增大。非光化学猝灭系数(NPQ)在胁迫 15d,LS、MS 较 CK 分别升高了 55.40%、52.20%,但 SS 增加则相对较少;随着时间的延长,LS、MS 与 CK 差距减小,但 SS 一直有大幅升高,胁迫 60d,SS 的 NPQ 是 CK 的 5 倍左右。

表 1　日本荚蒾在不同水分处理下的光响应曲线特征参数值

Table 1　Characteristic parameters of light-response curves of *Viburnum japonicum* under different soil water treatments

持续干旱时间 Drought duration/d	处理 Treatment	P_{nmax}/ (μmol m^{-2} s^{-1})	R_d/ (μmol m^{-2} s^{-1})	AQY/ (μmol CO_2/μmol photons)	LSP/ (μmol m^{-2} s^{-1})	LCP/ (μmol m^{-2} s^{-1})
15	CK	4.91±0.10a	0.542±0.022b	0.031±0.0010a	1696±12.05c	13.48±1.03d
	LS	3.58±0.11b	0.748±0.020a	0.020±0.0005b	1827±23.78b	25.84±0.57c
	MS	2.61±0.25c	0.536±0.025b	0.013±0.0003c	2085±54.90b	35.39±2.54b
	SS	2.18±0.13c	0.524±0.054b	0.010±0.0004d	2556±62.36a	46.48±1.84a
30	CK	4.12±0.05a	0.631±0.007a	0.031±0.0003a	1394±22.74b	15.05±0.30c
	LS	3.22±0.10b	0.543±0.017b	0.021±0.0005b	1686±43.66a	21.84±0.72b
	MS	2.54±0.21c	0.544±0.014b	0.016±0.0003c	1777±62.83a	29.60±1.61a
	SS	2.16±0.06d	0.426±0.003b	0.010±0.0003d	1721±33.11a	16.65±1.04c
45	CK	4.56±0.08a	2.060±0.024a	0.038±0.0012a	1906±49.14a	80.59±2.26c
	LS	3.26±0.08b	1.935±0.019b	0.024±0.0004b	2105±53.69a	90.69±1.38b
	MS	3.03±0.02c	1.802±0.028b	0.020±0.0003c	2076±47.77a	98.87±1.15a
	SS	—	—	—	—	—
60	CK	4.82±0.03a	1.973±0.011a	0.043±0.0010a	1738±36.59b	45.89±0.91c
	LS	4.08±0.07b	1.870±0.032b	0.035±0.0020b	1800±42.98b	54.42±3.73b
	MS	3.91±0.12c	1.682±0.036c	0.023±0.0008c	1982±34.28a	73.90±1.47a
	SS	—	—	—	—	—
75	CK	5.05±0.12a	2.426±0.025a	0.043±0.0024a	1896±30.77b	56.76±2.77b
	LS	4.12±0.10b	1.948±0.002b	0.039±0.0017b	2056±57.66b	67.86±3.74b
	MS	3.47±0.08c	1.768±0.023c	0.029±0.0006c	2223±80.20a	80.46±3.37a
	SS	—	—	—	—	—

$P_{n\max}$:最大净光合速率,Maximum net photosynthetic rate;AQY:表观量子效率,Apparent quantum yield;R_d:暗呼吸速率,Dark respiration rate;LSP:光饱和点,Light saturation point;LCP:光补偿点,Light compensation point;CK:正常供水,Normal water supply;LS:轻度干旱,Mild water stress;MS:中度干旱,Moderate water stress;SS:重度干旱,Severe water stress; —:净光合速率(P_n)均在 0μmol m^{-2} s^{-1}以下,无法通过拟合计算,不同小写字母表示差异显著(P<0.05)

3　讨论

胁迫环境下的光响应特征参数有助于判定植物光合机构运转状况、光合作用能力和效率及其受环境变化的影响程度[12]。R_d与叶片的生理活性有关,干旱胁迫能够使 R_d降低[13],但也有研究表明轻度胁迫前期 R_d会有所上升[14-15],本研究结论与此相似,可能是因为温和的水分亏缺能够增加气孔开度,降低气孔阻力,从而使植物的呼吸作用增强。正常供水条件下日本荚蒾叶片 LCP 介于阴生植物(LCP<20μmol m^{-2}s^{-1})与阳生植物(50μmol m^{-2}s^{-1}<LCP<100μmol m^{-2}s^{-1})之间,LSP 较高(>1300μmol m^{-2}s^{-1}),说明对光环境的适应能力较强[16-17]。在轻中度干旱下 LSP、LCP 逐渐增大,趋于阳生植物的特性,AQY 随胁迫时间延长逐渐上升至0.03—0.04 左右,接近适宜生长条件下一般植物 AQY 的范围值 0.03—0.05,说明在长期轻度和中度干旱条件下,日本荚蒾对光仍能保持较强的生态适应性,反应了该植物对轻中度干旱有一定的抗性[13]。重度干旱下植物对光照的利用范围扩大,但胁迫过程中 P_{nmax}、AQY 值较小,严重制约了日本荚蒾光合潜力的发挥,最大光合能力被限制,叶片光能转化效率降低,光合作用受到影响[18-19]。光合色素含量的高低直接影响到植物对光能的捕获,进而影响光合产物的积累,最终影响植株的生长[20]。本研究中轻中度干旱下叶片 SPAD 值胁迫前期比对

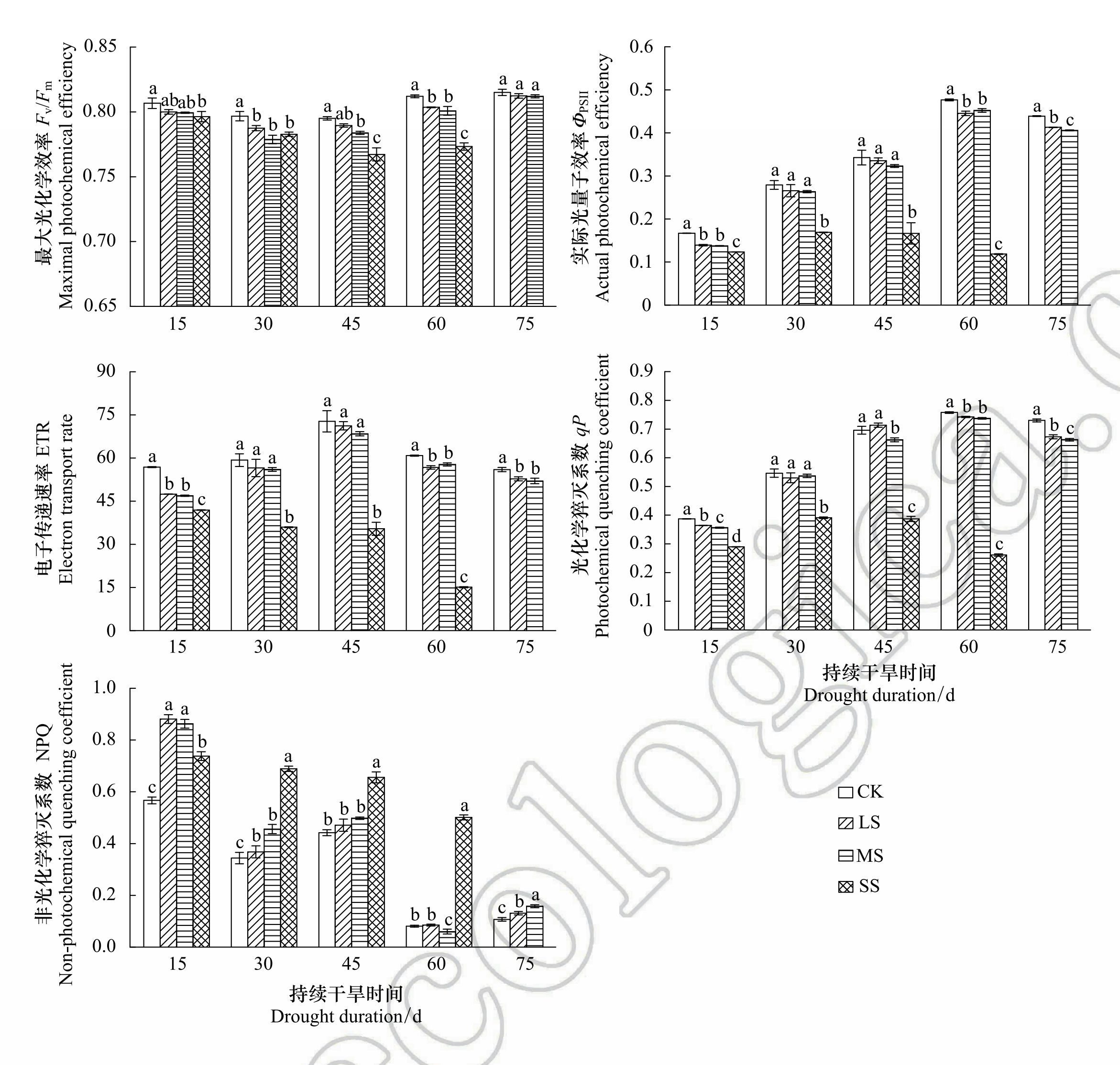


图 3 不同水分处理下日本荚蒾幼苗 F_v/F_m、Φ_{PSII}、ETR、qP、NPQ 的变化

Fig.3 F_v/F_m, Φ_{PSII}, ETR, qP, and NPQ of *Viburnum japonicum* under different soil water treatments

照显著降低后期无明显差异,P_n虽低于对照但差距逐渐减小,而长期重度干旱下 SPAD 值明显下降且 P_n均为负值,进一步说明了该植物对轻中度干旱有一定的耐受性和适应性,而重度干旱胁迫引起植物水分亏缺,延缓、停止或破坏植物的正常生长,并通过抑制叶片伸展、影响或降低叶绿体光化学及生物化学活性等途径,使光合作用受到抑制[2,21]。有研究表明,高温环境会使 P_n下降,LCP 上升,R_d先升后降[22-23],胁迫 45d 各处理下日本荚蒾 P_n比其他时期均较低,R_d、LCP 大幅上升,且自胁迫开始至处理 45d 植物生长环境温度均较高,是否由于高温对光合作用造成了影响,还需进一步研究。

叶绿素荧光技术被称为研究植物光合功能的快速、无损的探针,更能反映光系统对光能的吸收、传递、耗散、分配等特点[24-25]。F_v/F_m反映 PSII 利用光能的能力,在没有胁迫的条件下一般在 0.75—0.85,而在逆境或受伤害时会明显降低[26],但也有研究表明干旱胁迫下变化不明显[27]。轻度和中度胁迫下日本荚蒾叶片 F_v/F_m值先降低后上升,这与李志军等[28]对胡杨和灰叶胡杨的研究结果一致,重度干旱下降幅虽相对较大,但在 P_n值为负的情况下仍大于 0.75,说明日本荚蒾 F_v/F_m对干旱胁迫不敏感,不能用来反映利用光能能力的强弱。轻度和中度干旱下,日本荚蒾叶片 Φ_{PSII}、ETR 和 qP 均比对照有所降低但降幅较小,在 15d 时 NPQ 较正常供水有大幅升高且高于重度干旱,这是植物启动光破坏防御机制,通过增加热耗散能力,减少反应中心过剩光能的积累,保护光合机构免受破坏。重度干旱下叶片 NPQ 一直较高,Φ_{PSII}、ETR 和 qP 则随时间延长与对照降幅逐

渐增大,说明土壤重度干旱下植物热耗散能力较强,但PSII复合体受破坏程度逐渐加大,导致光能转换率大幅降低。此外正常供水、轻度、中度干旱环境下,日本荚蒾叶片 Φ_{PSII}、ETR 和 qP 均随处理时间的延长有一定的上升趋势,这可以认为是日本荚蒾幼苗对长期干旱环境的正响应,从而维持植株光合作用的正常进行[25]。

4　结论

在长期轻度和中度干旱下,日本荚蒾幼苗通过提高叶片对光能的捕获能力和光能转化效率以及增强热耗散能力等途径,保持对光能较强的生态适应性,从而维持植物的正常生长,但重度干旱环境下 PSII 光系统受损严重,对光合作用造成严重影响,在土壤含水量长期低于 6.38%环境下,该植物无法生存。野生日本荚蒾自然分布限于海岛,而海岛气候干燥度较高,干旱严重,因此推测长期重度干旱是致使种群扩散困难的原因之一,此外在进行迁地保护和栽培过程中要注意及时补充土壤水分,以保证植物正常生长。

参考文献(References):

[1] 张文辉, 祖元刚, 刘国彬. 十种濒危植物的种群生态学特征及致危因素分析. 生态学报, 2002, 22(9): 1512-1520.
[2] 李倩, 王明, 王雯雯, 张瑞昌, 岳明. 华山新麦草光合特性对干旱胁迫的响应. 生态学报, 2012, 32(13): 4278-4284.
[3] 柴胜丰, 唐健民, 王满莲, 陈宗游, 蒋运生, 韦霄. 干旱胁迫对金花茶幼苗光合生理特性的影响. 西北植物学报, 2015, 35(2): 322-328.
[4] Iwagawa T, Hase T. An iridoid acetylalloside from *Viburnum japonicum*. Phytochemistry, 1986, 25(5): 1227-1229.
[5] Kern J H. The genus *Viburnum* (Caprifoliaceae) in Malaysia. Reinwardtia, 2015, 1(2): 107-170.
[6] Hong H H, Im H T. *Viburnum japonicum* (Caprifoliaceae): an unrecorded species in Korea. Korean Journal of Plant Taxonomy, 2003, 33(3): 271-277.
[7] 裘宝林, 陈征海, 张晓华. 见于浙江的中国及中国大陆新记录植物. 云南植物研究, 1994, 16(3): 231-234.
[8] 朱弘, 葛斌杰, 叶喜阳. 浙江舟山东福山岛种子植物区系初探. 浙江农林大学学报, 2015, 32(1): 150-155.
[9] Ohigashi H, Koshimizu K. Chavicol, as a larva-growth inhibitor, from *Viburnum japonicum* Spreng. Agricultural and Biological Chemistry, 1976, 40(11): 2283-2287.
[10] Ye Z P. A new model for relationship between irradiance and the rate of photosynthesis in *Oryza sativa*. Photosynthetica, 2007, 45(4): 637-640.
[11] 刘力宁, 满秀玲, 唐中华, 李奕. 水分胁迫及遮光处理对沙漠植物约书亚树(*Yucca brevifolia*)幼苗光合特性的影响. 中国沙漠, 2013, 33(3): 758-764.
[12] 陆燕元, 马焕成, 李昊民, 邓西平. 土壤干旱对转基因甘薯光合曲线的响应. 生态学报, 2015, 35(7): 2155-2160.
[13] 韩刚, 赵忠. 不同土壤水分下 4 种沙生灌木的光合光响应特性. 生态学报, 2010, 30(15): 4019-4026.
[14] Shearman L L, Eastin J D, Sullivan C Y, Kinbacher E J. Carbon dioxide exchange in water-stressed sorghum. Crop Science, 1972, 12(4): 406-409.
[15] 李勤报, 梁厚果. 水分胁迫下小麦幼苗呼吸代谢的改变. 植物生理学报, 1986, 12(4): 379-387.
[16] 蒋高明. 植物生理生态学. 北京: 高等教育出版社, 2004: 65-68, 161-169.
[17] 杨秀芳, 玉柱, 徐妙云, 孙启忠, 李峰. 2 种不同类型的尖叶胡枝子光合—光响应特性研究. 草业科学, 2009, 26(7): 61-65.
[18] 许大全. 光合作用效率. 上海: 上海科学技术出版社, 2002: 33-51.
[19] Tartachnyk I I, Blanke M M. Effect of delayed fruit harvest on photosynthesis, transpiration and nutrient remobilization of apple leaves. New Phytologist, 2004, 164(3): 441-450.
[20] 王忠. 植物生理学. 北京: 中国农业出版社, 2000: 128-131.
[21] 尹丽, 胡庭兴, 刘永安, 姚史飞, 马娟, 刘文婷, 何操. 干旱胁迫对不同施氮水平麻疯树幼苗光合特性及生长的影响. 应用生态学报, 2010, 21(3): 569-576.
[22] 张富存, 张波, 王琴, 杨再强, 张静. 高温胁迫对设施番茄光合作用特性的影响. 中国农学通报, 2011, 27(28): 211-216.
[23] 孙胜楠, 王强, 孙晨晨, 刘丰娇, 毕焕改, 艾希珍. 黄瓜幼苗光合作用对高温胁迫的响应与适应. 应用生态学报, 2017, 28(5): 1603-1610.
[24] 裴斌, 张光灿, 张淑勇, 吴芹, 徐志强, 徐萍. 土壤干旱胁迫对沙棘叶片光合作用和抗氧化酶活性的影响. 生态学报, 2013, 33(5): 1386-1396.
[25] 王振夏, 魏虹, 吕茜, 李昌晓, 周珺, 高伟, 陈伟. 枫杨幼苗对土壤水分"湿—干"交替变化光合及叶绿素荧光的响应. 生态学报, 2013, 33(3):888-897.
[26] 吴甘霖, 段仁燕, 王志高, 张中信, 吴礼凤. 干旱和复水对草莓叶片叶绿素荧光特性的影响. 生态学报, 2010, 30(14): 3941-3946.
[27] 王琰, 陈建文, 狄晓艳. 不同油松种源光合和荧光参数对水分胁迫的响应特征. 生态学报, 2011, 31(23): 7031-7038.
[28] 李志军, 罗青红, 伍维模, 韩路. 干旱胁迫对胡杨和灰叶胡杨光合作用及叶绿素荧光特性的影响. 干旱区研究, 2009, 26(1): 45-52.